飞机草对热带珊瑚岛的生理生态适应性

廖蒙承[1,2]， 刘 楠[1]， 简曙光[1*]

（1. 中国科学院华南植物园，中国科学院海岛与海岸带生态修复工程实验室，广州 510650；

2. 中国科学院大学，北京 100049）

摘要：入侵植物对环境的适应性是探究其入侵性的基础。西沙群岛为热带珊瑚岛，具有高盐、强碱、高温、强光、干旱等恶劣环境特点。近年来，西沙群岛的一些原生植物群落中出现了飞机草（*Chromolaena odorata*）入侵现象，可能会对当地脆弱的生态系统造成严重的危害。该文研究了西沙群岛原生植物群落林窗中和文昌市郊飞机草的叶片形态解剖结构、生理学特征、叶片营养元素含量等，拟探讨飞机草对热带珊瑚岛特殊生境的适应性。结果表明：与生长在文昌市的飞机草植株相比，生长在热带珊瑚岛的飞机草叶片较厚、气孔密度较低、叶绿素 a 及丙二醛含量较低、超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性较高，有利于其适应热带珊瑚岛的强光和季节性干旱等环境，并造成较大的潜在入侵性。因此，在热带珊瑚岛植被的保护与恢复过程中，加强对飞机草的监测及防控非常必要。

关键词：飞机草，生理生态适应，入侵性，热带珊瑚岛

中图分类号：Q945　　　　　　　**文献标识码：**A

Ecophysiological adaptability of *Chromolaena odorata* to tropical coral islands

LIAO Mengcheng[1,2], LIU Nan[1], JIAN Shuguang[1*]

(1. *CAS Engineering Laboratory for Vegetation Ecosystem Restoration on Islands and Coastal Zones*, *South China Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China; 2. *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: The research on the adaptabilities of invasive plants to their growing environments is the base to explore their invasiveness. The tropical coral islands of the Paracel Islands have the harsh environmental conditions of high salt and alkali soil, high temperature, strong sunlight, and

---

基金项目：国家自然科学基金-广东联合基金重点支持项目（U1701246）；广东省科技计划项目（2019B121201005）；军队后勤开放研究科研项目（AHJ8J003）；中国科学院战略性先导科技专项(XDA13020503)；中国科学院南海生态环境工程创新研究院自主部署项目（ISEE2018ZD03）[Supported by the NSFC-Guangdong Province Union Funds (U1701246); Guangdong Science and Technology Program (2019B121201005); Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA13020500); Institution of South China Sea Ecology and Environmental Engineering, Chinese Academy of Sciences(ISEE2018ZD03)]。

作者简介：廖蒙承(1995-)，硕士研究生，主要从事海岛入侵生态学相关研究，(E-mail)liaomengcheng18 @ mails.ucas.ac.cn。

[*]**通信作者：**简曙光，博士，研究员，主要从事植物生态学与珍稀濒危植物的保护生物学的研究，(E-mail)jiansg@scbg.ac.cn。

drought. In recent years, the invasion of *Chromolaena odorata* occurred in some native plant communities on the Paracel Islands, which may cause serious harm to its fragile forest ecosystem. In order to understand the ecophysiological adaptabilities of *C. odorata* to the tropical coral islands, we investigated the morphological, physiological characteristics and the nutrient contents in the leaves of *C. odorata* growing in the suburbs of Wenchang City and forest gaps on the Paracel Islands. The results showed that the plants of *C. odorata* growing in the Paracel Islands had thicker leaves, lower stomatal density, lower chlorophyll-a and malondialdehyde contents, higher level of superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) activities than that growing in Wenchang City, which are beneficial to acclimate to the adverse environments of strong light and seasonal drought, and may cause greater invasiveness of the plants. Therefore, it is necessary to strengthen the monitoring and control of *C. odorata* during the process of protection and restoration on the vegetation of the tropical coral islands.

Key words: *Chromolaena odorata*, ecophysiological adaptabilities, invasiveness, tropical coral islands

飞机草（*Chromolaena odorata*）为菊科泽兰属多年生草本或亚灌木植物，原产中美洲，已成为世界性入侵杂草。自 1934 年在我国首次发现以来，现已扩散至云南、四川、广西、海南、广东等地（全国明等，2009）。该植物种子数量多、易传播、萌发时间短、生长迅速、萌蘖能力强，在入侵地常形成单优势种群落，严重抑制本地植物和农作物的生长，导致入侵地的生物多样性降低，影响生态系统的健康及其服务功能（吴邦兴，1981）。近年来，国内已有大量关于飞机草的研究，包括化感作用（潘玉梅等，2019）、生理生态适应性（吴锦容等，2007；魏巍等，2017）、竞争效应（李雪枫等，2017）、风险评估（李象钦等，2017）等。但有关飞机草对热带珊瑚岛这一特殊生境的生理生态适应性研究尚未见报道。

热带珊瑚岛生态环境恶劣（高盐、强碱、高温、强光照、季节性干旱等），仅有抗风桐(*Ceodes grandis*)、海岸桐（*Guettarda speciosa*）、橙花破布木(*Cordia subcordata*)、榄仁树(*Terminalia catappa*)、草海桐(*Scaevola sericea*)、银毛树(*Messerschmidia argentea*)、厚藤(*Ipomoea pescaprae*)、海刀豆(*Canavalia maritima*)、蒭雷草(*Thuarea involuta*)等少数对珊瑚岛环境有较好适应性的植物能够定居生长（童毅等，2013）。近年调查发现，原生植物群落林窗中出现了飞机草入侵，且在部分区域形成单优势种群落，在一定程度上影响了热带珊瑚岛的生态安全。

入侵植物对入侵地的生理生态适应性以及表型可塑性是入侵植物最重要的入侵性之一(耿宇鹏等，2004；Smith et al., 2020）。叶片是植物进行呼吸作用和光合作用的重要器官，对环境适应性较强。因此，叶片性状能较好地反应植物对环境的适应性（李玉霖等，2005）。本文从植物生理生态学的角度比较了海南省文昌市的飞机草与热带珊瑚岛上飞机草叶片的形态解剖结构、生理学特征、营养元素含量，以及根际土壤理化性质，探讨飞机草对热带珊瑚岛特殊生境的适应性，分析其对热带珊瑚岛森林群落的入侵性，为飞机草的防控和本地原生植被的保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料和土壤的采集地概况

热带珊瑚岛的研究样地位于西沙群岛的永兴岛(112°20′ E，16°49′ N)，是西沙群岛中面积最大的岛屿。年均温约25.56 ℃，气候类型为热带海洋季风性气候，年均降雨量约1 400 mm，降雨多集中于6—11月，占全年降雨量86%左右，干季降雨较少，存在严重的季节性干旱。土壤基质为冲积珊瑚砂和磷质石灰土，保水性较差且呈强碱性（黄静等，2019）。飞机

草在原生植物群落的林窗中生长状况良好，形成了飞机草的单优势种群落。

海南省文昌市的样地位于近郊（110°45′ E，19°31′ N），年均温约24 ℃，气候类型为热带海洋性季风气候，年均降雨量约1 800 mm，降雨分布不均匀，多集中于5—10月，占全年降雨量的80%左右。土壤类型为滨海沉积物沙壤土（李婕等，2016；王敏英，2016）。在荒地以及道路两旁均有大量生长旺盛的飞机草。

1.2 实验材料

采样时间为 2019 年 12 月初，两地飞机草生长均处于营养旺盛期，且两地均为干旱季节时进行。2019 年 12 月 3 日，在永兴岛的森林群落中随机选取 5 处有飞机草入侵的林窗，采样点之间相隔 20 m 以上，每个样点选定一株生长良好的飞机草，采集植株近顶端的成熟叶片 8~10 片，装入塑封袋后，暂存于船载冰箱。同时采集飞机草植株下 0~10 cm 土壤样品，五次不同位置取样混为一个样品。次日按相同的方法在海南省文昌市近郊的样地采集飞机草的叶片和土壤样品。以上样品一并带回实验室，测定叶片的形态解剖结构、生理学特征、营养元素含量以及土壤理化性质等指标。

1.3 研究方法

1.3.1 形态解剖学特征

单叶面积：用 LI-3000 叶面积仪测量飞机草的叶面积（LA），并记录叶片数（N），计算单叶面积（LA/N）。

叶片干物质含量：用电子天平称量飞机草叶片的鲜重（FW），置于 65 ℃的烘箱中烘干至恒重，称量飞机草叶片的干重（DW），计算叶片干物质含量（LDMC = DW/FW）。

气孔的观察：参照付秋实等（2009）的指甲油印膜法，在飞机草叶片下表面涂一层无色指甲油，待指甲油干后用镊子撕下表皮，制成临时切片，置于 XTS20-体视显微镜下，每片叶片随机选取 10~15 个视野，采用血小板网格计数记录视野中的气孔数量，计算气孔密度，测量并记录气孔长度。

叶片横切面的观察：参照常英俏等（2012）的方法制作切片，置于 XTS20-体视显微镜下，测量并记录叶片的厚度及上表皮、栅栏组织、海绵组织和下表皮厚度。

1.3.2 生理学特征

叶绿素含量的测定参照李合生等（2000）的方法，根据 Arnon（1949）的公式计算叶片中叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量；采用高效液相色谱法测定脱落酸(ABA)含量（王尉等，2018）；采用福林酚比色法测定总酚(Tp)含量（李娟，2013）；采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛(MDA)含量（孙群等，2006）。抗氧化酶活性的测定：采用紫外吸收法测定过氧化氢酶(CAT)活性（Aebi, 1984）；采用愈创木酚法测定过氧化物酶（POD）活性（李合生等，2000）；采用四氮唑蓝(NBT)法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性（李合生等，2000）。

1.3.3 植物叶片营养元素及土壤理化性质的测定

采用凯氏定氮法测定植物叶片全氮含量；采用钼锑抗比色法测定全磷含量；采用重铬酸钾-硫酸氧化法测定总有机碳（董鸣，1996）。土壤理化性质测定方法参照《土壤理化分析与剖面描述》（刘光崧，1996）。

1.4 数据处理

使用 Origin 2020b 软件对生长在不同生境的飞机草叶片性状进行 t 检验。

2 结果与分析

2.1 形态解剖学特征

两个样地飞机草叶片形态解剖特征见表 1。生长于热带珊瑚岛的飞机草的栅栏组织厚度、叶片厚度显著大于生长于文昌市郊的飞机草。而文昌市郊飞机草的气孔保卫细胞长度以及气孔密度显著大于热带珊瑚岛上的飞机草。两地飞机草的干物质含量、单叶面积、上表皮

厚度、海绵组织的厚度以及下表皮厚度等指标无显著差异。

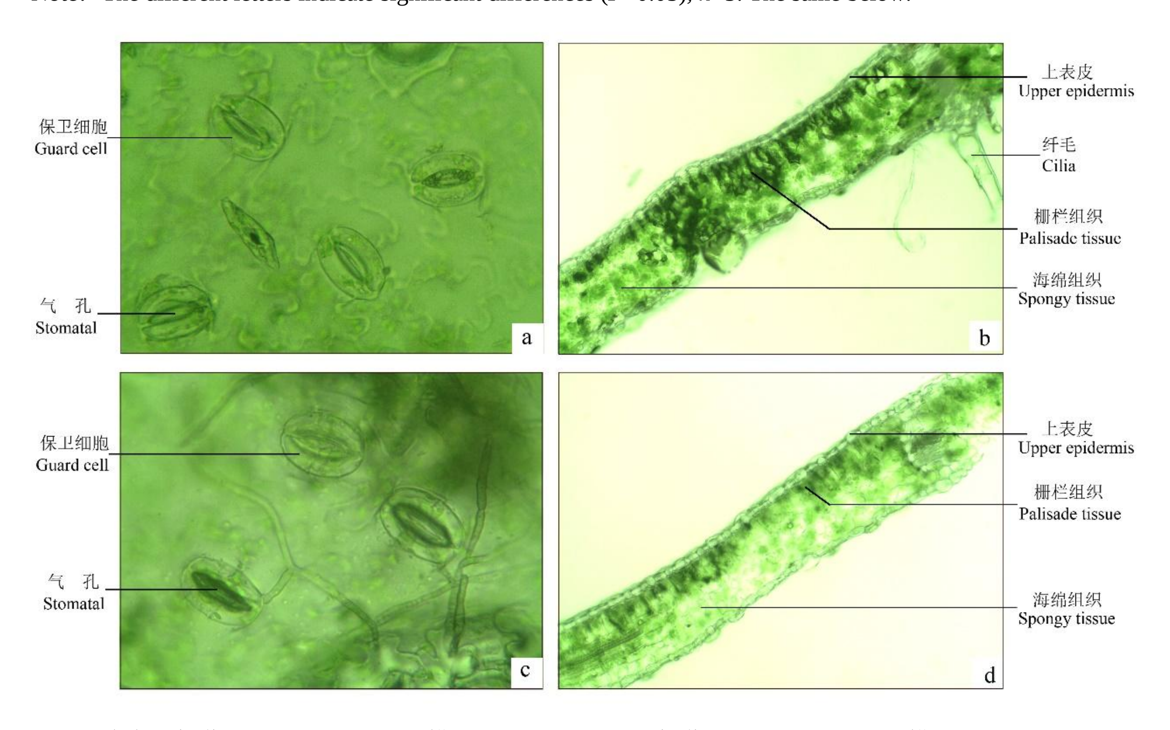
表 1 热带珊瑚岛与文昌市郊的飞机草叶片形态解剖特征

Table 1 Leaf morphological and anatomical characteristics of *Chromolaena odorata* growing in tropical coral island and Wenchang suburb

指标 Index	文昌市郊 Wenchang suburb	热带珊瑚岛 Tropical coral island
干物质含量 Leaf dry matter content (LDMC, %)	0.245±0.012a	0.242±0.013a
单叶面积 Leaf area per plant (cm^2)	39.28±2.58a	36.93±1.71a
上表皮厚 Thickness of upper epidermis (μm)	12.20±0.40a	13.06±0.47a
栅栏组织厚 Thickness of palisade tissue (μm)	29.88±0.91b	39.15±1.94a
海绵组织厚 Thickness of spongy tissue (μm)	50.37±1.06a	51.57±1.34a
栅栏组织/海绵组织 Palisade tissue/ spongy tissue	0.604±0.016a	0.649±0.025a
下表皮厚 Thickness of lower epidermis (μm)	10.765±0.402a	11.048±0.272a
叶片厚 Blade thickness (μm)	109.97±1.3b	117.98±1.74a
气孔保卫细胞长 Length of stoma guard cell (μm)	27.42±0.17a	25.31±0.20b
气孔密度 Stomatal density（n mm^{-2}）	230.91±3.16a	212.30±4.12b

注：不同字母表示差异显著（P＜0.05），n=5。下同

Note：The different letters indicate significant differences (P<0.05), n=5. The same below.



热带珊瑚岛飞机草的叶片气孔（**a**）和横切面（**b**）；文昌飞机草的叶片气孔（**c**）和横切面（**d**）。

The stomata (**a**) and cross section (**b**) of *Chromolaena odorata* growing in tropical coral island; The stomata (**c**) and cross section (**d**) of *C. odorata* growing in Wenchang suburb.

图 1 热带珊瑚岛和文昌市郊的飞机草叶片解剖结构

Fig. 1 Leaf anatomical structure of *Chromolaena odorata* growing in tropical coral island and Wenchang suburb

2.2 生理学特征

飞机草生理学特征的分析结果如表 2 所示。文昌市郊飞机草的叶绿素 a 以及叶绿素 a/b 的值均显著大于热带珊瑚岛的飞机草，叶绿素 a/b 的值均小于理论值 3∶1。几种抗氧化酶（SOD、POD、CAT）中，生长于热带珊瑚岛的飞机草的 SOD 活性显著大于文昌样地的飞机草，其他无显著性差异。此外，文昌市郊的飞机草的丙二醛含量显著高于热带珊瑚岛的飞机草，脱落酸和总酚等含量无显著差异。

表 2 热带珊瑚岛和文昌市郊的飞机草生理学特征

Table 2 Physiological characteristics of *Chromolaena odorata* growing in the tropical coral island and Wenchang suburb

指标 Index	文昌市郊 Wenchang suburb	热带珊瑚岛 Tropical coral island
叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content (mg g^{-1})	1.274±0.066a	1.081±0.035b
叶绿 b 含量 Chlorophyll b content (mg g^{-1})	0.529±0.0333a	0.529±0.011a
叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	2.241±0.030a	2.110±0.020b
脱落酸含量 Abscisic acid (ABA) content (μg·g^{-1})	0.846±0.142a	0.984±0.061a
丙二醛含量 Malondialdehyde (MDA) content (nmol g^{-1})	64.62±5.41a	45.56±5.39b
植物总酚含量 Total phenolics (Tp) (mg g^{-1})	31.32±1.44a	29.77±0.16a
超氧化物歧化酶活性 Superoxide dismutase (SOD) activity (U g^{-1})	661.99±132.76b	1270.05±102.00a
过氧化氢酶活性 Catalase (CAT) activity (U g^{-1})	170.57±39.61a	231.48±48.78a
过氧化物酶(POD)活性 Peroxidase (POD) activity(U g^{-1})	176.49±20.07a	114.20±19.14a

2.3 叶片营养物质含量

飞机草叶片营养物质含量的分析结果如表 3 所示。生长于文昌市郊的飞机草叶片中总有机碳含量显著高于生长在热带珊瑚岛的飞机草，氮、磷含量的差异均未达到显著水平。

表 3 热带珊瑚岛和文昌市郊的飞机草叶片营养物质含量

Table 3 Nutrient contents in leaves of *Chromolaena odorata* growing in the tropical coral island and Wenchang suburb

指标 Index	文昌市郊 Wenchang suburb	热带珊瑚岛 Tropical coral island
总有机碳含量(TOC) Total organic carbon content (g kg^{-1})	418.43±19.70a	370.37±3.76b
全氮含量(TN) Total nitrogen content (g kg^{-1})	32.93±2.27a	34.02±2.62a
全磷含量(TP) Total phosphorus content (g kg^{-1})	2.785±0.269a	3.616±0.406a
碳氮比	13.446±1.005a	11.464±0.918a

C/N ratio		
碳磷比 C/P ratio	164.40±21.52a	111.10±13.08a
氮磷比 N/P ratio	10.68±1.00a	9.58±0.41a

2.4 飞机草根际土壤的理化性质

飞机草根系土壤理化性质的分析结果如表 4 所示。热带珊瑚岛的土壤呈碱性，总有机碳含量、全氮含量、全磷含量均高于文昌市郊的土壤，全氮、全磷含量达到显著水平。

表 4 热带珊瑚岛和文昌市郊飞机草根际土壤理化性质

Table 4 Physical and chemical properties of rhizosphere soil of *Chromolaena odorata* growing in the tropical coral island and Wenchang suburb

指标 Index	文昌市郊 Wenchang suburb	热带珊瑚岛 Tropical coral island
总有机碳含量 Total organic carbon content (%)	1.86±0.135a	3.80±0.816a
全氮含量(TN) Total nitrogen content (g kg^{-1})	2.16±0.136b	5.17±1.07a
全磷含量(TP) Total phosphorus content (g kg^{-1})	0.228±0.033b	18.72±3.56a
pH 值 Value of pH	6.468±0.281b	7.726±0.119a

3 讨论

3.1 飞机草叶片的形态解剖学特征

叶片是植物生长过程中表型可塑性较大的器官，植物可通过改变叶片的特征以适应不同的环境条件。因此，叶片常用来反映植物对不同生境的适应性（Poorter & Bongers, 2006）。叶片干物质含量反映了植物对养分利用和保存的能力，较高的叶片干物质含量表明植物对恶劣生境适应性较强（邱东等，2019）。降低单叶面积（总叶面积与叶片数的比值）以减少蒸腾面积是植物适应干旱生境的重要调节方式（肖冬梅等，2004）。热带珊瑚岛和文昌市郊两地飞机草的干物质含量和单叶面积均无显著性差异。叶片厚度是反映植物抗旱性的重要指标，一般叶片越厚，能保存更多的水分。栅栏组织较厚的叶片不仅可以为叶片提供更大的支撑作用，更有利于在干旱环境下减少叶片内水分的散失（金研铭和李良希，2012；潘昕等，2015）。热带珊瑚岛的飞机草叶片厚度和栅栏组织厚度显著大于文昌市郊的飞机草，表现出对热带珊瑚岛季节性较强的干旱适应性。

气孔是控制水分和气体交换的通道，对环境变化较为敏感。气孔密度在不同植物之间的分布范围为 5~1 000 n mm^{-2} (Hetherington & Woodward, 2003)。过度干旱的情况下，植物的气孔密度较低(Xu & Zhou, 2008)。韩刚等（2006）对西北干旱半干旱地区 6 种抗旱植物的研究发现，植物气孔密度的范围为 39.5~227.5 n mm^{-2}，均处于较低的水平，说明较低的气孔密度有利于增强植物的抗旱能力。相比文昌市郊的飞机草，热带珊瑚岛的飞机草的气孔密度较低(Xu & Zhou, 2008)，有利于其减少蒸发丧失的水分来适应热带珊瑚岛的季节性干旱。叶片气孔长度的改变也是植物适应干旱环境的重要方式。李波等（2015）研究 2 种不同抗旱能力的冰草发现，抗旱能力越强的冰草，其气孔长度越短。本研究中热带珊瑚岛上的飞机草气孔

长度较短，显示具有更强的抗旱能力。以上研究结果与生长在不同生境的加拿大一枝黄花（*Solidago canadensis*）类似（曹飞，2008）。因此，飞机草叶片的形态解剖结构有较大的可塑性，表现出对热带珊瑚岛恶劣生境较强的适应性。

3.2 飞机草的生理学特征

叶绿素是植物吸收光能的重要结构，叶绿素 a 主要吸收长波长的红光，叶绿素 b 主要吸收短波长的蓝紫光。叶绿素 a/b 值可表示植物生长状况和光合作用的潜能，两地飞机草叶绿素 a/b 值均低于理论值（3：1），这有利于飞机草对光能的吸收以及光合作用的进行（宋光满等，2018）。叶绿素 a/b 值与植物抗旱性通常呈负相关关系（张明生和谈锋，2001）。热带珊瑚岛飞机草叶绿素 a/b 值显著小于文昌市郊的飞机草，表明其具有更强的耐旱能力。此外，当光照强度过高时，可能对植物产生光抑制现象（许大全等，1992）。降低叶绿素含量是植物避免捕获过多能量导致光抑制的重要方式（李志真等，2014）。叶绿素 a 主要是光合作用光反应中心色素，叶绿素 a 的减少将有助于减少过剩光能传递到光合系统反应中心，可降低强光的伤害（韩涛涛等，2018）。相比文昌市郊的飞机草，热带珊瑚岛的飞机草具有较低的叶绿素 a 的含量，显示其对热带珊瑚岛强光胁迫的适应性。

在植物正常生长过程中，包括过氧化氢等活性氧成分一直处于不断产生和分解的平衡状态。但是，当植物受到胁迫（干旱、盐胁迫、高光照）时，平衡可能会被破坏，造成自由基积累，损伤细胞（李明和王根轩，2002；周兴元和曹福亮，2005；张玲玲等，2009）。细胞中 SOD、POD、CAT 是植物体内常见的抗氧化酶，用于抵御过多的活性氧对植物的伤害。SOD 的作用为催化超氧化物自由基（O_2^-）生成 H_2O_2 和 O_2，POD、CAT 则是催化 H_2O_2 的分解。在三种酶的共同作用下，可减少超阴离子自由基以及羟自由基对植物的毒害作用。相比生长于热带珊瑚岛的海刀豆抗氧化酶系统中的 SOD（395.23 U g^{-1}）、POD（105.39 U g^{-1}）、CAT（143.27 U g^{-1}）的活性（黄静等，2019）以及筛选出的热带珊瑚岛适生种植物长春花(*Catharanthus roseus*)的 SOD（867.78 U g^{-1}）、POD（92.35 U g^{-1}）、CAT（199.94 U g^{-1}）活性（童升洪等，2020），本研究中生长于热带珊瑚岛的飞机草抗氧化酶系统中的 SOD、POD、CAT 活性更高。在植物受到胁迫时，较高的抗氧化酶活性可以增强植物对环境的适应性。当植物受到较为严重的胁迫时，活性氧清除的能力小于产生的活性氧时，则会导致膜的过氧化，MDA 作为膜脂过氧化的最终产物，含量高低可以较好地反映细胞膜受伤害程度。本研究中，热带珊瑚岛飞机草的 MDA 含量显著低于文昌近郊的飞机草，而 SOD 和 CAT 酶活性高于文昌近郊，可能是由于热带珊瑚岛的飞机草细胞中较高的抗氧化酶活性大大降低了胁迫对细胞膜的伤害，使其并未受到较为严重的伤害。这与华春和王仁雷（2003）对杂交水稻的研究结果相似：MDA 的含量与 SOD、CAT 的活性呈负相关关系。

3.3 飞机草对土壤养分的利用效率

碳是生物大分子的骨架，植物叶片中的碳含量可以代表叶片构建成本（罗琦等，2018）。叶片经济学谱中各性状之间的相关性表示了植物在叶片成本构建的投资与光合作用能力之间的权衡关系。选择“快速偿还”方式的叶片往往有高的光合作用能力以及低的叶片碳含量(Wright et al., 2004)。相比文昌市郊的飞机草，热带珊瑚岛上飞机草叶片中的碳含量较低，与罗琦等（2018）研究的移栽到热带珊瑚岛上的草海桐、花生（*Arachis hypogaea*）、椰子（*Cocos nucifera*）的结果一致。这可能是飞机草为适应热带珊瑚岛的强光环境，将更多的能量投资到增强光合作用能力上，而不是叶片构建成本，因此叶片中的碳含量相对较低。

氮、磷是植物体内组成蛋白质、核酸的重要营养元素，也是生长过程中需求量较大的两种营养元素。对光合作用、呼吸作用等生命活动有较大的影响，其含量和比例能够较好地反映植物养分的需求情况以及生长状况（杨勇等，2010）。生长于热带珊瑚岛的飞机草叶片中全氮和全磷的含量均高于全球陆地植物叶片的平均含量（20.1、1.99 g kg^{-1}），说明其生长

状况良好。有研究表明：当 N/P 小于 14 时，说明植物处于氮限制状态；N/P 大于 16 时，处于磷限制状态(Koerselman & Meuleman, 1996)。本研究中热带珊瑚岛飞机草的 N/P 比为 9.58，与黄静等（2019）对热带珊瑚岛本土植物的研究结果相近，即植物的生长处于氮限制状态。王满莲和冯玉龙（2005）、王满莲等（2006）研究发现飞机草偏好氮、磷含量较高的生境。相比文昌近郊，热带珊瑚岛生境中较高的氮、磷含量可能有利于飞机草的生长繁殖和进一步入侵。

4 结论

与文昌市郊的飞机草比较，热带珊瑚岛的飞机草叶片形态解剖特征（叶片更厚、气孔密度更低）和生理特征（如叶绿素 a 的含量更低、SOD 与 CAT 活性更高和 MDA 含量更低等）表现出对热带珊瑚岛的干旱、强光等恶劣生境条件的生态适应性。热带珊瑚岛原生群落林窗中土壤肥沃，易于飞机草生长。因此，飞机草有大面积入侵热带珊瑚岛本地植物群落的风险，需要加强监测和防控。

参考文献：

AEBI H, 1984. Methods in enzymology: oxygen radicals in biological systems[M]. American: Academic Press:121-126.

ARNON DI, 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts-polyphenoloxidase in beta-vulgaris[J]. Plant Physiol, 24(1): 1-15.

CAO F, 2008. Morphology and anatomy of invasive biological characteristics and sexual reproduction control of an invasive plant, *Solidago canadensis*[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University:22-23. [曹飞, 2008. 加拿大一枝黄花入侵生物学特性的形态解剖学及其有性生殖的控制研究[D]. 南京：南京农业大学：22-23.]

CHANG YQ, XU WY, MU LQ, et al., 2012. Effects of drought stress on anatomical structure of leaves of three species of shrubs and their drought resistances[J]. J Ne For Univ, 40(3): 36-40. [常英俏，徐文远，穆立蔷，等，2012. 干旱胁迫对 3 种观赏灌木叶片解剖结构的影响及抗旱性分析[J]. 东北林业大学学报，40（3）：36-40.]

DONG M, 1996. Survey, observation and analysis of terrestrial biocommunities[M]. Beijing: Standards Press of China:152-155. [董鸣，1996. 陆地生物群落调查观测与分析[M]. 北京：中国标准出版社：152-155.]

FU QS, LI HL, CUI J, et al., 2009. Effects of water stress on photosynthesis and associated physiological characters of *Capsicum annuum* L.[J]. Sci Agric Sin, 42(5): 1859-1866. [付秋实，李红岭，崔健，等，2009. 水分胁迫对辣椒光合作用及相关生理特性的影响[J]. 中国农业科学，42（5）：1859-1866.]

GENG YP, ZHANG WJ, LI B, et al., 2004. Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants[J]. Biodivers Sci, 12(4): 447-455. [耿宇鹏，张文驹，李博，等，2004. 表型可塑性与外来植物的入侵能力[J]. 生物多样性，12（4）：447-455.]

HAN G, LI SX, XU P, et al., 2006. Analyisis of drought resistance on anatomical structure of leave of six species of shrubs[J]. J NW For Univ, 21(4): 43-46. [韩刚，李少雄，徐鹏，等，2006. 6 种灌木叶片解剖结构的抗旱性分析[J]. 西北林学院学报，21(4): 43-46.]

HAN TT, LIU N, SONG GM, et al., 2018. Eco-physiological characteristics of *Morinda citrifolia*[J]. J Trop Subtrop Bot, 26(1): 33-39 [韩涛涛，刘楠，宋光满，等，2018. 海滨木巴戟的生理生态特征研究[J]. 热带亚热带植物学报，26（1）：33-39.]

HETHERINGTON AM, WOODWARD FI, 2003. The role of stomata in sensing and driving

environmental change[J]. Nature, 424(6951): 901-908.

HUANG J, LIU N, REN H, et al., 2019. Physiology and biochemical characteristics of *Canavalia maritime* under stress[J]. J Trop Subtrop Bot, 27(2): 157-163. [黄静，刘楠，任海，等，2019. 海刀豆的抗逆生理生化特征分析[J]. 热带亚热带植物学报，27（2）：157-163.]

HUA C, WANG RL, 2003. Changes of sod and cat activities and mda content during senescence of hybrid rice and three lines leaves[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 23(3): 406-409. [华春，王仁雷，2003. 杂交稻及其三系叶片衰老过程中SOD、CAT活性和MDA含量的变化[J]. 西北植物学报，23（3）：406-409.]

JIN YM, LI LX, 2012. Comparative study on relationship between leaf anatomical structure and drought resistance of *Fontanesia fortunei* carr., *Forsythia suspense* vahl., and *Syringa microphylla* diels[J]. J NE Agric Univ, 43(1): 116-121. [金研铭，李良希，2012. 雪柳、连翘和小叶丁香叶片解剖结构及其抗旱关系的比较研究[J]. 东北农业大学学报，43（1）：116-121.]

KOERSELMAN W, MEULEMAN AFM, 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. J Appl Ecol, 33(6): 1441-1450.

LI B, CHEN XM, LI TY, et al., 2015. Comparison of the anatomical structures of the leaves of two different drought- resistant *Agropyron cristatum*[J]. Jiangsu J Agric Sci, 43(9): 247-249. [李波，陈雪梅，李铁缘，等，2015. 2 种不同抗旱性冰草叶片解剖结构的比较[J]. 江苏农业科学，43（9）：247-249.]

LI HS, 2000. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press: 134–168. [李合生，2000. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京：高等教育出版社：134-168.]

LI M, WANG GX, 2002. Effect of drought stress on activities of cell defense enzymes and lipid peroxidation in *Glycyrrhiza uralensis* seedings[J]. Acta Ecol Sin, 22(4): 503-507. [李明，王根轩，2002. 干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响[J]. 生态学报，22（4）：503-507.]

LI YL, CUI JY, SU YZ, 2005. Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats[J]. Acta Ecol Sin, 23(2): 304-311. [李玉霖，崔建垣，苏永中，2005. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较[J]. 生态学报，23(2):304-311.]

LIU GS, 1996. Soil physical and chemical analysis & description of soil profiles[M]. Beijing: Standards Press of China:31-38. [刘光崧，1996. 土壤理化分析与剖面描述[M]. 北京:中国标准出版社：31-38.]

LI J, MA XX, LI SX, et al., 2013. Determination of total phenols in *Dendrobii officinalis* Caulis[J]. Chin J Exp Tradit Med Formul, 19(24): 60-62. [李娟，麻晓雪，李顺祥，等，2013. 铁皮石斛中总酚的含量测定[J]. 中国实验方剂学杂志，19（24）：60-62.]

LI J, LIU N, REN H, et al., 2016. Ecological adaptability of 7 plants to tropical coral island environment[J]. Ecol Environ Sci, 25(5): 790-794. [李婕，刘楠，任海，等，2016. 7 种植物对热带珊瑚岛环境的生态适应性[J]. 生态环境学报，25（5）：790-794.]

LI XQ, WEI CQ, WANG YB, et al., 2017. Risk assessment of the invasive plant *Chromolaena odorata* [J]. For Sci, 42(5): 59-62. [李象钦，韦春强，王云波，等，2017. 入侵植物飞机草的风险评估[J]. 林业科技，42(5)：59-62.]

LI XF, WANG J, ZHU CH, et al., 2017. Effects of mixed sowing proportion on the competitive ability between *Stylosanthes guianensis* cv. Reyan No. 2 and *Chromolaena odorata* during early growth [J]. Chin J Trop Crop, 38(8): 1411-1417. [李雪枫，王坚，朱朝华，等，

2017．混播比例对热研 2 号柱花草和飞机草早期生长竞争能力的影响[J]．热带作物学报，38(8):1411-1417.］

LI ZZ, LIU DH, ZHAO SW, et al., 2014. Mechanisms of photoinhibition induced by high light in *Hosta* grown outdoors[J]. Chin J Plant Ecol, 38(7): 720-728.［李志真，刘东焕，赵世伟，等，2014．环境强光诱导玉簪叶片光抑制的机制[J]．植物生态学报，38(7)：720-728.］

LUO Q, LIU H, WU GL, et al., 2018. Using functional traits to evaluate the adaptability of five plant species on tropical coral islands[J]. Acta Ecol Sin, 38(4): 1256-1263.［罗琦，刘慧，吴桂林，等，2018．基于功能性状评价 5 种植物对热带珊瑚岛环境的适应性[J]．生态学报，38（4）：1256-1263.］

PAN X, QIU Q, LI JY, et al., 2015. Drought resistance evaluation based on leaf anatomical structures of 25 shrubs on the tibetan plateau[J]. J South Chin Agric Univ, 36(2): 61-68.［潘昕，邱权，李吉跃，等，2015．基于叶片解剖结构对青藏高原 25 种灌木的抗旱性评价[J]．华南农业大学学报，36（2）：61-68.］

PAN YM, TANG SQ, WEI CQ, et al., 2019. Tolerance of seed germination in two native species to the allelopathic effect of *Chromolaena odorata* and the competition between them[J]. Acta Ecol Sin, 39(19):7302-7310.［潘玉梅，唐赛春，韦春强，等，2019．两种本地植物种子萌发对飞机草的化感耐受性及其相互竞争[J]．生态学报，39（19）：7302-7310.］

POORTER L, BONGERS F, 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species[J]. Ecology, 87(7): 1733-1743.

QIU D, WU GL, LIU L, et al., 2019. Spatial-temporal variation of leaf dry matter content and specific leaf area of *Cinnamomum camphora* in urban area[J]. J Yunnan Univ Nat Sci Ed, 41(3):609-618.［邱东，吴甘霖，刘玲，等，2019．城市香樟叶片干物质含量及比叶面积的时空变异[J]．云南大学学报(自然科学版)，41（3）：609-618.］

QUAN GM, ZHANG JE, XU HQ, et al., 2009. Biological characteristics and control strategies of alien invasive plant *Eupatorium odoratum*[J]. Chin Agric Sci Bull, 25(9): 236-243.［全国明，章家恩，徐华勤，等，2009．外来入侵植物飞机草的生物学特性及控制策略[J]．中国农学通报，25（9）：236-243.］

SMITH M, BARNEY JN, VARNON KM, et al., 2020. Climate drives differences in the germination niche of a globally distributed invasive grass[J]. J Plant Ecol, 13(2): 195-203.

SONG GM, LIU N, JIAN SG, et al., 2018. Physiological and biological characteristics of *Terminalia catappa*[J]. J Trop Subtrop Bot, 26(1): 40-46.［宋光满，刘楠，简曙光，等，2018．榄仁树的生理和生物学特性[J]．热带亚热带植物学报，26（1）：40-46.］

SUN Q, HU JJ, GONG YH, 2006. Plant physiology test technique[M]. Yangling: Northwest Agriculture & Forestry University Press:176-177.［孙群，胡景江，龚月桦，2006. 植物生理学研究技术[M]．杨凌：西北农林科技大学出版社：176-177.］

TONG SH, LIU N, WANG J, et al., 2020. Ecological and physiological adaptabilities of *Catharanthus roseus* to tropical coral island[J]. Guihaia, 40(3): 384-394.［童升洪，刘楠，王俊，等，2020．长春花(*Catharanthus roseus*)对热带珊瑚岛生理生态适应性研究[J]．广西植物，40（3）：384-394.］

TONG Y, JIAN SG, CHEN Q, et al., 2013. Vascular plant diversity of the Paracel Islands, China[J]. Biodivers Sci, 21(3): 364-374.［童毅，简曙光，陈权，等，2013．中国西沙群岛植物多样性[J]．生物多样性，21（3）：364-374.］

WANG ML, FENG YL, 2005. Effects of soil nitrogen levels on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Ageratina adenophora* and *Chromoleana odorata*[J]. J Plant Ecol, 29(5): 697-705.［王满莲，冯玉龙，2005．紫茎泽兰和飞机草的形态、生物量分配和光合特性对

氮营养的响应[J]. 植物生态学报，29（5）：697-705.]

WANG ML, FENG YL, LI X, 2006. Effects of soil phosphorus level on morphological and photosynthetic characteristics of *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*[J]. Chin J Appl Ecol, 17(4): 4602-4606.［王满莲，冯玉龙，李新，2006. 紫茎泽兰和飞机草的形态和光合特性对磷营养的响应[J]. 应用生态学报，17（4）：4602-4606.]

WANG MY, 2016. Present status of surface water environment in Wenchang in Hainan Province and countermeasures[J]. J Anhui Agric Sci, 44(5): 279-281.［王敏英，2016. 海南省文昌市地表水环境现状分析及对策研究[J]. 安徽农业科学，44（5）：279-281.]

WANG W, LE SF, HE TY, et al., 2018. Determination of abscisic acid in *Medicago sativa* cv. by high performance liquid chromatography[J]. Anal Instrum, 49(2): 53-57.［王尉，乐胜锋，贺天雨，等，2018. 高效液相色谱法测定苜蓿中脱落酸的含量[J]. 分析仪器，49（2）：53-57.]

WEI W, HOU YP, PENG SL, et al., 2017. Effects of light intensity on growth and biomass allocation of invasive plants *Mikania micrantha* and *Chromolaena odorata* [J]. Acta Ecol Sin, 37(18):6021-6028.［魏巍，侯玉平，彭少麟，等，2017. 不同光照强度对入侵植物薇甘菊和飞机草生长及生物量分配的影响[J]. 生态学报，37(18):6021-6028.]

WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 428(6985): 821-827.

WU BX, 1981. The primary studies on *Eupatorium odoratum* community in southern Yunnan[J]. J Chin West Nor Univ(Nat Sci Ed), 2(1): 40-64.［吴邦兴，1981. 滇南飞机草群落的初步研究[J]. 西华师范大学学报(自然科学版)，2（1）：40-64.]

WU JR, ZHAO HB, PAN HJ, et al., 2007. Effects of soil water regimes on the growth of the exotic invasive plant: *Chromolaena odorata*[J]. Ecol Environ Sci, 16(3): 935-938.［吴锦容，赵厚本，潘浣钰，等，2007. 土壤水分变化对外来入侵植物飞机草生长的影响[J]. 生态环境学报，16（3）：935-938.]

XIAO DM, WANG M, JI LZ, et al., 2004. Influence of water stress on growth and biomass allocation of dominant tree species in mixed forest of broad-leaved and Korean pine at Changbai Mountain[J]. Chin J Ecol, 23(5):93-97.［肖冬梅，王淼，姬兰柱，2004. 水分胁迫对长白山阔叶红松林主要树种生长及生物量分配的影响[J]. 生态学杂志，23(5):93-97.]

XU DQ, ZHANG YZ, ZHANG RX, et al., 1992. Photoinhibition of photosynthesis in plants[J]. Plant Physiol Comm, 28(4): 237-243.［许大全，张玉忠，张荣铣，1992. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯，28（4）：237-243.]

XU ZZ, ZHOU GS, 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass[J]. J Exp Bot, 59(12): 3317-3325.

YANG Y, LAI YC, LI N, et al., 2010. Ecological and biological characteristics of *Clerodendrum splendens*[J]. J Anhui Agric Sci, 38(19): 10040-10043.［杨勇，赖永超，刘楠，等，2010. 艳桢桐的生态生物学特征[J]. 安徽农业科学，38（19）：10040-10043.]

ZHANG LL, SUN FF, WEN DZ, 2009. Effects of irradiance and soil moisture on antioxidants and membrane lipid peroxidation products in *Mikania micrantha* and *Chromolaena odoratum*[J]. Chin J Plant Ecol, 33(5): 974-983.［张玲玲，孙芳芳，温达志，2009. 薇甘菊和飞机草抗氧化物和膜脂过氧化物对光照和土壤水分的响应[J]. 植物生态学报，33（5）：974-983.]

ZHANG MS, TAN F, 2001. Relationship between ratio of chlorophyll a and b under water stress and drought resistance of different sweet potato varieties[J]. Seed, 21(4): 23-25.［张明生，谈锋，2001. 水分胁迫下甘薯叶绿素 a/b 比值的变化及其与抗旱性的关系[J]. 种子，21

（4）：23-25.］

ZHOU XY, CAO FL, 2005. Effects of soil salt stress on the activity of protective enzymes and peroxidation in three warm-season turfgrasses[J]. For Res, 18(3): 336-341.［周兴元，曹福亮，2005．土壤盐分胁迫对三种暖季型草坪草保护酶活性及脂质过氧化作用的影响[J]．林业科学研究，18（3）：336-341.］